Über Blattstielkrümmungen infolge von Verwundung (Traumanastie)

Von

Hans Molisch
w. M. K. Akad.

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der k. k. Universität in Wien
Nr. 96 der zweiten Folge

(Mit 2 Tafeln und 1 Textfigur)

(Vorgelegt in der Sitzung am 26. Oktober 1916)

I. Einleitung.

Der Einfluß einer Verwundung auf die Pflanze kann sich in sehr verschiedener Weise äußern. Eine Verwundung kann eine Verlagerung der Kerne und der Chromatophoren innerhalb der Zelle, sie kann Plasmaströmung, Zellhaut-, Zell-, Anthokyanbildung und Steigerung der Atmung hervorrufen. Die Verwundung kann aber auch Krümmungsbewegungen veranlassen und diese sind bekanntlich entweder traumatropische[1] oder traumanastische. Von den letzteren kennt man bisher meines Wissens nur einen einzigen Fall. Er wurde von Fitting gelegentlich seiner Untersuchungen über Ranken beobachtet.[2]

»Fast sämtliche kräftige Ranken von *Passiflora coerulea* — und ebenso die anderen Arten, wie z. B. von *P. gracilis, elegans, lunata* u. a. —, die bei ziemlich hoher Gewächshaustemperatur (23 bis 27° C.) an der Basis abgeschnitten wurden,

---

1 Die Literatur bei Pfeffer W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., II. Bd., p. 590, und Jost L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., Jena 1913, p. 645.

2 Fitting H., Untersuchungen zur Physiologie der Ranken etc. Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot., 1904, Bd. 39, p. 424.

zeigten nun in stets wiederkehrender Weise ein und dieselbe Erscheinung: $1^1/_2$ Minuten nach dem Abschneiden begannen sie sich von der Spitze her nach der Unterseite hin einzurollen, und zwar so schnell, daß die Bewegung deutlich mit den Augen verfolgt werden konnte. Die Einrollung betrug in den schönsten Fällen etwa eine Windung, konnte aber auch oft geringer bleiben; wenig reaktionstüchtige Ranken vollführten nur eine leichte Biegung der äußersten Spitzenregion.«[1]

Nach Beendigung der Krümmung bleibt sie einige Zeit unverändert, später aber erfolgt nach und nach eine langsam erfolgende Ausgleichung. Durch neues Anschneiden der Ranke kann die Einkrümmung von neuem hervorgerufen werden.

Fitting hat auch gezeigt, daß eine ähnliche Einkrümmung der Ranke eintritt, wenn man die Ranke an ihrer Spitze dekapitiert. Das abgetragene Stück kann länger oder kürzer sein, doch ist dabei vorausgesetzt, daß ein Teil der reaktionsfähigen Zone am Stumpf noch erhalten bleibt.

Ähnlich schnell erfolgende Einkrümmungen infolge von Wundreiz kommen nach Fitting auch bei *Actinostemma paniculatum* und in mannigfachen Variationen auch bei zahlreichen anderen Cucurbitaceen, ferner bei *Lathyrus latifolius*, *Vitis vinifera* und *Cobaea scandens* vor.

Mit diesen Wundkrümmungen bei Ranken war der erste Fall einer Traumanastie bekannt geworden.

Im folgenden soll nun ein zweites Beispiel von Traumanastie mitgeteilt werden, das ich an Blattstielen verschiedener Pflanzen beobachtet habe.

II. Versuche.

a) **Episcia bicolor** Hook. **(Physodeira bicolor).**

Wenn man die Blattspreite dieser Pflanze mit einem scharfen Messer abschneidet, so krümmt sich der zurückbleibende Blattstiel in den folgenden Tagen allmählich nach abwärts, so daß der Blattstiel mit seinem Wundende nach unten gerichtet erscheint, ja es kommt häufig vor, daß die

---

[1] Fitting H., l. c., p. 428—429.

Spitze des Blattstieles sich über die Vertikale hinaus krümmt und der Blattstiel eine geschlossene Kreislinie bildet (Fig. 1).

Die Blätter dieser Gesneriacee stehen gegenständig, und wenn sie noch in Entwicklung begriffen oder nicht zu alt sind, so erscheinen die Blattstiele schief nach aufwärts gerichtet. Man kann daher von zwei gegenständigen Schwesterblättern das eine der Lamina berauben und das andere intakt bleibende als Kontrolle benutzen.

Während des Frühjahrs und des Sommers lassen sich im feuchtwarmen Gewächshause, wo die Pflanze vortrefflich gedeiht, solche Versuche leicht anstellen. Sie gelingen natürlich auch im Winter, doch ist es vorteilhafter, die Experimente in der warmen Jahreszeit zu machen, da sie dann weit rascher ablaufen.

Beginn des Versuches und Versuchsdauer in Tagen	Winkel des Blattstieles mit dem Hauptstamm am Beginn des Versuches	Senkung der Blattstielspitze in Bogengraden	Krümmungsradius des Blattstieles am Ende des Versuches
	Versuch 1		
7. VI. 1916	40°		
1		10	
2		45	
3		118	
7		120	20 *mm*
	Versuch 2		
8. VI. 1916	42°		
1		4	
2		33	
3		88	
5		116	10 *mm*

Episcia-Blattstiele reagieren auf die Verwundung ungemein prompt.[1] Schon nach einem Tage läßt sich beim

[1] Diese Pflanze sollte in keinem pflanzenphysiologischen Institut fehlen, da sie die Traumanastie in so ausgezeichneter Weise zeigt und ferner, weil sie, wie ich schon früher gezeigt habe, ein geradezu klassisches Objekt für das Erfrieren knapp über Null darstellt. (Molisch H., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen, Jena 1897, p. 56).

Vergleich mit der Richtung des Kontrollblattstieles die Senkung und Krümmung des verwundeten Blattstieles leicht feststellen. Innerhalb 4 bis 7 Tagen ist unter günstigen Verhältnissen das Maximum der Krümmung erreicht.

Die Traumanastie der Blattstiele ist aber nicht auf *Episcia bicolor* beschränkt. Ich habe sie bis jetzt auch bei anderen Gesneriaceen, nämlich bei *Tydaea Decaisneana* und *Saintpaulia ionantha*, ferner bei den Acanthaceen *Goldfussia glomerata* und *Eranthemum nervosum*, bei der Piperacee *Peperomia peltata*, bei der Geraniacee *Geranium robertianum* feststellen können.

b) **Goldfussia glomerata.**

Beginn des Versuches und Versuchsdauer in Tagen	Winkel des Blattstieles mit dem Hauptstamm am Beginn des Versuches	Senkung der Blattstielspitze in Bogengraden	Krümmungsradius des Blattstieles am Ende des Versuches
Versuch 3			
7. VI. 1916	32°		
1		18	
2		58	
6		110	15 *mm*
Versuch 4			
7. VI. 1916	46		
1		14	
2		40	
3		52	
7		105	15 *mm*

Aus den mit *Goldfussia* durchgeführten Versuchen geht hervor, daß die Blattstiele auch dieser Pflanze sehr schön die traumanastische Krümmung zeigen (Fig. 2). Die Krümmung tritt ungefähr in derselben Zeit ein wie bei *Episcia*, geht aber gewöhnlich nicht über die Vertikale hinaus. Bei *Goldfussia glomerata* habe ich zu wiederholten Malen beobachtet, daß die Krümmung, sobald sie ihr Maximum erreicht hat, wieder teilweise zurückgeht. Später fällt der Blattstiel ab.

Langsamer krümmen sich die Blattstiele von *Tydaea Decaisneana*, doch erreicht die Krümmung immerhin einen bedeutenden Grad, wie aus der Abbildung 3 erhellt.

c) Geranium robertianum.

Eine besondere Besprechung erfordert der Fall von Traumanastie bei der eben genannten Pflanze.

Es ist bekannt, daß die Stiele der älteren Blätter sich nach abwärts neigen, so daß sie schließlich dem Boden aufliegen und der aufliegende Blattstiel der ganzen Pflanze als Stütze dient. Neger[1] hat auf diese interessante Erscheinung zuerst die Aufmerksamkeit gelenkt und sie auch für *Geranium lucidum* und *Stellaria nemorum* festgestellt. Er nannte solche Blätter sehr passend Stelzenblätter.

Diese eigentümliche Bewegung des Blattstieles wird aber nicht durch eine Krümmung des ganzen Blattstieles, sondern durch eine basale Verbreiterung und Anschwellung desselben, die wie ein Gelenk fungiert, vermittelt. Der größte Teil des Blattstieles bleibt gerade oder es krümmt sich der apikale Teil des Petiolus sogar etwas geotropisch (?) nach aufwärts. Die Abwärtsbewegung aber vermittelt ausschließlich das Gelenk, indem es an seiner Oberseite stärker als an seiner Unterseite wächst.

Alte Blätter vollziehen diese Bewegung spontan. Sie kann aber auch an jüngeren Blättern schon früher ausgelöst werden, wenn die Spreite abgeschnitten wird.

Ebenso wie die Blattstiele verhalten sich bei *Geranium robertianum*, wie ich gefunden habe, auch die Blütenstiele nach dem Abschneiden der Blüten. Damit ist Traumanastie auch für einen Blütenstiel festgestellt.

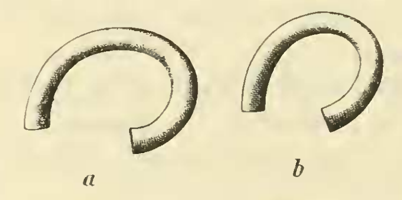
d) Mechanik der Krümmung.

Wie kommt die Krümmung zustande? Handelt es sich hier um eine Turgoränderung an der Ober- und Unterseite des Blattstieles? Oder um ungleichseitiges Wachstum?

---

[1] Neger Fr. W., Biologie der Pflanzen etc. Stuttgart 1913, p. 299.

Würde die Mechanik der Krümmung auf einer Turgorsteigerung der Oberseite gegenüber der Unterseite beruhen, so müßte die Krümmung bei Plasmolyse zurückgehen. Als ich stark traumanastisch gekrümmte Blattstiele von *Episcia* in 10prozentige Kalksalpeterlösung brachte und darin etwa 24 Stunden ließ, innerhalb welcher Zeit alle Zellen plasmolytisch wurden, trat nicht nur kein Ausgleich der Krümmung ein, sondern diese wurde infolge der Plasmolyse sogar bedeutend verstärkt. Nachstehende Figur zeigt die Krümmung ein und desselben Blattstieles im turgeszenten und im plasmolytischen Zustande. Die Verstärkung der Krümmung durch die Plasmolyse geht daraus deutlich hervor.



Traumanastisch gekrümmter Blattstiel von *Episcia bicolor*. *a* in turgeszentem, *b* derselbe Stiel in plasmolytischem Zustande. Die Plasmolyse hat die Krümmung verstärkt. Natürl. Größe.

Aus dem Verbleiben der Krümmung ist zu schließen, daß jedenfalls der größte Teil derselben zweifellos auf ungleichseitiges Wachstum zurückzuführen ist. Wie kommt aber die Verstärkung der Krümmung nach Eintritt der Plasmolyse zustande? Von vornherein könnte man daran denken, daß der Turgor in der unteren Hälfte des Blattstieles knapp vor der Plasmolyse höher war als in der oberen Hälfte und daß infolgedessen die Zusammenziehung der Unterseite stärker sein muß als die der Oberseite. Aber die Verstärkung der Krümmung könnte auch im anatomischen Bau des Blattstielquerschnittes begründet sein. Würden z. B. in der oberen Hälfte des Blattstielquerschnittes viele mechanische, starre Elemente vorkommen im Gegensatz zur unteren Hälfte, so könnte dies zu einer Verstärkung der Krümmung durch Plasmolyse auch dann führen, wenn der Turgor ober- und unterseits gleich wäre. Der Querschnitt des Blattstieles weist

ein mit der konkaven Seite nach oben bogenförmig gekrümmtes Gefäßbündel auf, das aber nicht in der Mitte, sondern in der unteren Hälfte des Querschnittes liegt. In der oberen Hälfte liegen noch fünf einzelne, relativ kleine und zarte Gefäßbündel. Ob diese im Parenchym eingebetteten kleinen Leitbündel die geringere Kontraktion der Oberseite durch ihren Widerstand veranlassen oder ob knapp vor der Plasmolyse der Turgor der Unterseite größer ist als der der Oberseite, wage ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls geht aber aus meinen Beobachtungen mit Sicherheit hervor, daß die traumanastische Krümmung des Blattstieles der Hauptsache nach durch Wachstum zustande kommt.

Die Bewegung des Blattstieles tritt nicht bloß ein, wenn die Blattlamina abgetragen wird, sondern auch, wenn das ganze Blatt samt dem zugehörigen Stiel abgeschnitten wird. Werden derartige Blätter im dunstgesättigten, finsteren Raume so auf nasses Filtrierpapier gelegt, daß nur die Lamina aufliegt und der Stiel horizontal in die Luft ragt und volle Bewegungsfreiheit genießt; sorgt man weiter dafür, daß einzelne Blätter mit ihrer Ober-, andere mit ihrer Unterseite aufliegen, so krümmt sich der Blattstiel unabhängig von seiner Lage stets so, daß seine morphologische Oberseite zur konvexen und die morphologische Unterseite zur konkaven wird.

Dieser Versuch ist in dreierlei Beziehung lehrreich:

1. Zeigt er, daß die Krümmung des noch an der Pflanze sitzenden Blattstieles nach abwärts mit der Schwerkraft nichts oder nicht viel zu tun hat. Würde die Schwerkraft die Ursache der Krümmung sein, dann müßte sich das Blatt stets nach abwärts krümmen, gleichgültig ob das Blatt normal oder umgekehrt liegt. Die Krümmung ist also keine geotropische.

2. Lehrt er, daß nicht das Fehlen der Lamina die Krümmung auslöst, denn wir haben ja gesehen, daß die Krümmung auch erfolgt, wenn man die Lamina nicht abschneidet, sondern das Blatt an der Basis des Blattstieles abtrennt. Obwohl in diesem Falle die Lamina ganz intakt bleibt, tritt doch die Krümmung des Blattstieles ein, genau so, als wenn die Spreite abgeschnitten worden wäre.

3. Beweist er, daß es die mit der Abtragung der Spreite oder des ganzen Blattes verbundene Wunderzeugung, also die Verletzung ist, die die Krümmung auslöst. Die Wunde muß nicht am apikalen Ende des Blattstieles, sondern kann auch am basalen Ende angebracht werden. In beiden Fällen tritt die traumanastische Krümmung ein.

Schließlich sei noch bemerkt, daß die beschriebene Krümmung des Petiolus, wenn auch in etwas vermindertem Grade, auch erfolgt, wenn der Blattstiel für sich allein von der Pflanze abgeschnitten und auf nasses Filtrierpapier oder nassen Sand einer Petrischale gelegt wird. Wenn in diesem Falle die Krümmung etwas schwächer ist, so liegt dies wahrscheinlich in der mangelhaften Zufuhr von Nährstoffen, denn der isolierte Blattstiel ist ja sowohl von der Spreite als auch von der Mutterpflanze getrennt.

Nach der ganzen Sachlage haben wir es bei der besprochenen Krümmung mit einer Reizerscheinung zu tun. Als Reiz ist die Wunde anzusprechen. Der von ihr ausgehende Reiz, dessen eigentliche Natur vorläufig ganz unbekannt bleibt, wird auf weiter entfernt liegende Regionen übertragen und löst hier an der morphologischen Oberseite des Stieles stärkeres Längenwachstum aus als an der Gegenseite und dadurch kommt die Krümmung zustande.

Aus der Tatsache, daß die Krümmung eintritt unabhängig davon, ob die Wunde am apikalen oder basalen Ende des Blattstieles liegt, geht hervor, daß der Wundreiz sowohl von der Spitze gegen die Basis wie von der Basis gegen die Spitze geleitet werden kann.

Von Interesse ist, daß dieselbe Krümmung des Blattstieles, wie sie nach dem Abschneiden der Lamina erfolgt, auch bei dem intakten Blatte sich einstellt, sobald es ein gewisses Alter erreicht. Alternde Blätter senken ihre Stiele in auffallender Weise nach abwärts. Das, was also unter normalen Verhältnissen im vorgerückten Alter des Blattes (vielleicht durch Epinastie) erfolgt, kann schon relativ frühzeitig durch Abtragen des ganzen Blattes oder der Spreite hervorgerufen werden. Ähnlich verhalten sich bekanntlich auch

die Ranken, denn ihre Einrollung kann sowohl durch Verwundung als auch im Alter von selbst erfolgen.

Gerade solche Blätter, die im Alter ihre Blattstiele nach abwärts bewegen, dürften noch weitere Beispiele von Traumanastie darbieten.

Eigenartig sind auch die Krümmungen der Blätter von *Tydaea* am Klinostaten. Läßt man eingetopfte Exemplare dieser Pflanze horizontal gestellt rotieren, so machen die Blattstiele, auch wenn sie unverletzt sind, oft so auffallende Krümmungen, daß die Stiele eine geschlossene Kreislinie darstellen. Je älter das Blatt ist, desto stärker die Krümmung. Auch die Blattspreite rollt sich infolge des stärkeren Wachstums der Oberseite nicht selten dütenartig ein. Solche Krümmungen können in Epinastie oder in einer verschiedenen Reizbarkeit der Ober- und Unterseite des Blattes gegenüber der Schwerkraft, also in einer physiologischen Dorsiventralität begründet sein. Würde z. B. Ober- und Unterseite des Blattes gegenüber der Schwerkraft in verschiedenem Grade empfindlich sein, so würde am Klinostaten trotz der Rotation Geotropismus nicht ausgeschlossen und Krümmungen auch geotropischer Art würden möglich sein. Genauere Untersuchungen habe ich aber darüber nicht angestellt.

Zum Schlusse sei noch eine Bemerkung gestattet. Die Pflanze ist im großen und ganzen sehr zweckmäßig eingerichtet. Speziell die an der Pflanze beobachteten Bewegungen, die geo-, helio-, hydrotropischen, die Winde- und Rankenbewegungen sind derart nützlich für die Pflanze, daß man darüber kein Wort zu verlieren braucht, da der Vorteil in die Augen springend erscheint. In der traumanastischen Krümmung des Blattstieles aber liegt eine Bewegung vor, die meiner Meinung nach für die Pflanze nutzlos ist. Ein Blattstiel ohne Spreite hat für die Pflanze an und für sich keinen besonderen Wert. Daher entledigt sich die Pflanze gewöhnlich auch des Blattstieles, indem sie ihn mit einer Trennungsschichte abstößt. Trotzdem führt der Blattstiel bei den genannten Gewächsen vor dem Abfallen eine höchst auffallende Bewegung

aus, obwohl ihm diese keinen Nutzen schafft. Denn ob der Blattstiel gerade oder gekrümmt abfällt, hat wohl für die Pflanze, soweit wir dies beurteilen können, keine Bedeutung.

Zusammenfassung.

1. Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit einem neuen Beispiel von Traumanastie, beobachtet am Blattstiel von *Episcia bicolor, Tydaea Decaisneana, Saintpaulia ionantha, Goldfussia glomerata, Eranthemum nervosum, Peperomia peltata* und *Geranium robertianum.*

2. Wird die Blattspreite dieser Pflanzen, z. B. von *Episcia bicolor*, abgeschnitten, so krümmt sich der an der Mutterpflanze verbleibende Blattstiel in den folgenden Tagen allmählich nach abwärts, so daß er mit seinem Ende nach unten gerichtet ist, ja mitunter kommt es sogar zu einer Krümmung über die Vertikale hinaus, so daß der Blattstiel eine geschlossene Kreislinie bildet.

3. Die Krümmung des Blattstieles (*Episcia, Tydaea*) tritt auch ein, wenn nicht bloß die Spreite, sondern auch wenn diese mit dem Stiel abgeschnitten wird, ja sie kommt auch, obgleich in schwächerem Grade, zustande, wofern der Blattstiel für sich isoliert und auf nasses Filtrierpapier in feuchtem Raume aufgelegt wird.

4. Es handelt sich bei der beschriebenen Krümmung um eine Reizerscheinung. Der von der Schnittwunde ausgehende Reiz wird auf weiter entfernt liegende Teile des Blattstieles übertragen und löst hier an der morphologischen Oberseite des Stieles stärkeres Längenwachstum aus als an der Gegenseite. Dadurch kommt die Krümmung zustande.

5. Die Blattstielkrümmung nach abwärts tritt an alten Blättern einiger der genannten Pflanzen auch spontan ein. Diese normale Krümmung kann aber durch Abschneiden der Spreite schon zu einer Zeit hervorgerufen werden, wenn das Blatt noch nicht das Streben hat, sich nach abwärts zu beugen.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1. *Episcia bicolor.* Traumanastische Abwärtskrümmung des untersten Blattstieles links. Der Petiolus ist so stark gekrümmt, daß er eine Kreislinie bildet. Rechts das Schwesterblatt mit der normalen Lage des Blattstieles.

Fig. 2. *Goldfussia glomerata.* Traumanastische Abwärtskrümmung des Blattstieles, links, etwa in der Mitte des Stengels. Rechts das gegenständige Schwesterblatt mit normaler Lage des Petiolus.

Tafel II.

Fig. 3. *Tydaea Decaisneana.* Traumanastische Krümmung des Blattstieles, links im dritten Blattpaar von unten.

Fig. 4. Dasselbe wie bei Fig. 3. Der traumanastisch gekrümmte Blattstiel mit dem gegenüberliegenden Schwesterblatt in stärkerer Vergrößerung als bei Fig. 3.